云南植物研究　2005，27 (6)：613～619
Acta Botanica Yunnanica

壳聚糖调节植物生长发育及诱发植物抗病性研究进展

陈惠萍[1,2]，**徐朗莱**[1]

（1 南京农业大学生命科学学院，江苏 南京　210095；2 华南热带农业大学农学院，海南 儋州　571737）

摘要：综述了壳聚糖在调节植物生长发育和诱导植物抗病性方面所起的重要作用及其可能的作用机制。壳聚糖对植物氨同化关键酶具有明显的生理调节功能，可以提高植物同化 NH_4^+ 的能力，有利于蛋白质的生物合成与积累，改善植物的营养品质及园艺性状；并能迅速激发植物的防卫反应，启动植物的防御系统，有效地提高植物的抗病性。同时通过壳聚糖结合蛋白的分离、纯化及其生化特性的研究为进一步确定壳聚糖的作用机制奠定了基础。

关键词：壳聚糖；植物；生长发育；抗病性

中图分类号：Q 945　　**文献标识码**：A　　**文章编号**：0253-2700(2005)06-0613-07

Progress of Study on Chitosan in Regulating Plants' Growth and Eliciting Plants' Defense Responses

CHEN Hui-Ping[1,2]，XU Lang-Lai[1]

（1 *College of Life Sciences*， *Nanjing Agricultural University*，Nanjing 210095，China；
2 *College of Agronomy*，*South China University of Tropical Agriculture*，Danzhou 571737，China）

Abstract：Important effect of chitosan on regulating plant growth，eliciting plant resistance to disease and it's possible operating mechanism are reviewed. Chitosan shows evidence physiological effect on the key enzymes of ammonia assimilation and enhances the amination capacity in plant，which is in favor of biology synthesize and accumulation of protein. Thus，chitosan improves nutrition quality and horticulture properties of plant. Moreover，chitosan rapidly stimulates plant defense responses，then startups defensive system and elevates resistance to disease. To a further understanding of the mechanism of chitosan on plant，we have isolated and determined some biochemical properties of a chitosan-bingding protein.

Key words：Chitosan；Plant；Growth；Resistance to disease

壳聚糖是天然含氮多糖类生物活性物质，是人体所必需的除糖、蛋白质、脂肪、纤维素和矿物质以外的第六生命要素（柴海平等，1999）。壳聚糖又称脱乙酰甲壳质、可溶性甲壳质、聚氨基葡萄糖等，是甲壳质用浓碱处理后脱乙酰基而得到的产物，通常甲壳质的脱乙酰度超过 70%时就叫做壳聚糖。壳聚糖比甲壳素的溶解性有了很大的改变，故在实际中一般最常用的是壳聚糖。

收稿日期：2005-03-20，2005-06-27 接受发表

作者简介：陈惠萍（1964-）女，副教授，博士，主要从事植物生物化学方面的研究。现地址：华南热带农业大学农学院，海南 儋州　571737。E-mail：< hpchen@sina.com >

壳聚糖已在农业、化工、食品、医药、生物工程等领域广泛应用。但长期以来，人们对壳聚糖的研究多仅限在实用性方面。如在农业方面，壳聚糖虽因其具有调节植物生长和诱导植物抗病等功能而引起人们关注（赵蕾和汪天虹，1999；姜华等，2002），但对于其调节植物生长发育及抗病等机理的认识还很肤浅，因而探索壳聚糖的作用机理将有助于人们在关注壳聚糖独特的应用价值时，也重视其应用机理的研究，为糖生物学的研究注入新的内容。本文主要根据前人的研究结果和我们的研究结果对壳聚糖调节植物生长发育和诱导植物抗病作用及壳聚糖结合蛋白的一些进展进行概述。

1 壳聚糖作为植物生长调节物质

许多研究表明，壳聚糖在促进植物生长，增加产量和提高品质方面有很大的潜力。低分子量的壳聚糖水溶性能好，具有一般功能性寡聚糖的共同特点。利用壳聚糖代谢途径中形成的一些寡聚糖调节植物生长，可增加禾谷类作物的分蘖力，调节根、茎、叶和花的生长发育，影响生殖器官的大小，同时增加作物的免疫力，最终达到增产的目的（杜昱光等，1997）。日本已经将低壳聚糖制成生长调节剂，用于提高某些作物的产量（袁向华等，2001）。用壳聚糖包覆的大豆种子，发芽率有所提高，加水后能迅速地诱导出壳聚糖酶，促进含豌豆素的酚类物质的形成，有利于大豆的快速生长。小麦种子经壳聚糖处理后，可增强抗土传真菌病害的能力，同时促进木质素的形成，提高麦秆抗倒伏能力，与未经壳聚糖处理小麦相比，可提高产量20%～30%。小麦种子经过用壳聚糖做被膜（60～100 μg g 种子），产量可比未处理的提高10%～30%（黄丽萍等，1999）。壳聚糖在诱发植物细胞和组织中壳聚糖酶时，还具有诱导植物产生PR蛋白和植保素等功能，阻止植物病原菌的繁殖，从而提高产量（张虎等，1999）。Gotthardt 和 Grambow（1992）认为，壳聚糖能显著提高小麦悬浮培养液中过氧化物酶的活性。壳聚糖还能够诱发植物细胞和组织中的内苷-β-葡聚糖酶及内苷壳聚糖水解酶的活性，并能促进RNA的从头合成及苯丙氨酸解氨酶（与含有植物防御素的酚类物质及木质素的形成有关）的合成。另外，低壳聚糖能调节植物基因的关闭与开放，促进植物细胞的活化，促进蛋白质的合成，刺激植物快速生长（杜昱光等，1997）。

Reddy（1999）的实验证实，用壳聚糖处理小麦种子，不仅可增加抗病性，而且种子质量也有所提高。用壳聚糖处理大豆等种子可促进这些作物的早期生长，叶面积及干物质重量都有所增加（Lee and Kang，1999；Chibu and Shibayama，1999）。Osuji 等（1991）报道，在温室条件下生长的番茄培养液中加入羧甲基壳聚糖（NCMC）后，植株在开始处理的12 h内迅速吸收NCMC，且茎叶中叶绿素水平有所升高。他们认为这可能是由于植株组织营养水平改变所致。Osuji 和 Cuero（1992）还发现用10 mmol L NCMC液浸玉米种子2 h后，种子中蛋白含量增高至6.3%，远高于对照的3.0%，种子出芽后测得35℃时幼苗中醇溶蛋白含量为5.6%，比对照（1.8%）有极为显著的提高，而且细胞中总RNA含量为20.6 μg g（种子鲜重），也远大于对照（11.0 μg g）。师素云等（1997，1998）用不同浓度的NCMC处理玉米种子后，发现其种子发芽势、发芽率、幼苗株高及幼苗叶片的叶绿素含量均有不同程度的提高，萌芽种子胚乳中的α-淀粉酶活性提高45%。若用NCMC处理玉米幼苗，其幼苗叶片中硝酸还原酶活性提高60%，但蛋白水解酶活性却下降40%。NCMC

处理开花期的玉米果穗和花丝后，收获的种子中储藏蛋白含量平均提高20%左右，其中醇溶蛋白含量提高近50%。这些均表明壳聚糖及其衍生物对作物代谢有一定生物调节功能，因此它们可能是作为植物生长调节剂作用于植株的（Napier and Venis，1990）。

目前国内使用的大多数植物生长调节剂往往从调节植物的生长发育入手，例如：多效唑、缩节安等，而能够专门调节植物以增加蛋白质产量的有关方面研究鲜有报道。尽管已有植物生长调节剂产品问世，但对其调节机理的研究也罕见报道。同时，也由于壳聚糖商品制取的不同降解工艺条件，造成产品不同的相对分子质量，不一定的质量分数，对作物生长也产生不同的影响。总之，这些方面由于缺乏系统的研究，从而影响了壳聚糖在农业上的应用（张红辉等，2001）。

2　壳聚糖与植物氨同化关键酶及其所涉及的信号转导途径

氨同化是植物将无机氮转化成有机氮的一个重要过程，在植物生长发育中起着重要的作用。谷氨酰胺合成酶（GS）、谷氨酸合酶（GOGAT）和谷氨酸脱氢酶（GDH）是涉及氨同化的主要酶类。除了氨同化途径外，至今仍未见关于壳聚糖处理作物后，影响其它代谢途径的报道。师素云等（1998）用羧甲基壳聚糖处理玉米果穗，发现GS、GDH活性和蛋白含量都得以提高，证明了羧甲基壳聚糖对玉米籽粒发育过程氨同化的一些关键酶活性有明显的生理调节作用。Osuji和Cuero（1992）及陈惠萍和徐朗莱（2003）用羧甲基壳聚糖和壳聚糖分别处理低蛋白作物甘薯、木薯、玉米及不结球白菜后，得到的结果却是：经羧甲基壳聚糖和壳聚糖处理后，氨同化关键酶的主次地位发生了变化，原来以GS GOGAT为主导的途径，转化成了以GDH为主导的途径，GS GOGAT则退居辅助地位，同时提高了蛋白质含量。而未处理的木薯得到的结果是：GOGAT未受到抑制时，GDH受到了抑制，因为未处理的木薯中GS未受到抑制。因此，用羧甲基壳聚糖处理薯块，改变了作物利用NH_4^+的途径。说明羧甲基壳聚糖是通过解除对α-KG依赖的GDH的抑制，而对氨同化关键酶起调控作用。Loulakakis和Roubelakis-Angelakis（1991）认为GDH同工酶由两类多肽组成，一类催化氨化反应，另一类催化脱氨反应。在羧甲基壳聚糖处理作物后，减少了GDH中与脱氨作用相关的一些高分子多肽的量，同时增加了与氨化作用相关的一些小分子多肽的量（Osuji and Cuero，1992）。表明某些GDH多肽量的选择性变化是羧甲基壳聚糖在基因表达的分子水平上发挥调控效应的结果。GDH、GOGAT和GS的亚基结构也许影响了它们对羧甲基壳聚糖调控作用的敏感性。实际上每个酶都是由既密切相关又有特异催化功能的不同多肽组成的复合酶，因此，在不同来源氮的代谢中，GDH、GOGAT和GS的亚基及多肽对分子水平上不同的调控敏感性是不一样的。羧甲基壳聚糖处理的作物中GDH的多肽比例发生了变化，酶催化活性的构象也就相应改变（Osuji and Cuero，1992）。我们知道酶调节的机制之一就是酶催化构象的改变。对于GDH的变化是在转录水平还是在转录后水平则未作进一步研究。

Osuji和Cuero（1992）实验表明，低蛋白作物的GDH受到抑制，不能有效地利用NH_4^+，所以造成了作物中蛋白含量低。而解除羧甲基壳聚糖处理作物中对a-KG依赖的GDH的抑制作用，并同时抑制GS和（或）GOGAT活性，则提高了贮藏蛋白的含量。他们还研究羧甲基壳聚糖对贮藏蛋白作用的分子基础，发现羧甲基壳聚糖处理的玉米中mRNA

的含量增加 (Osuji and Cuero, 1991)。由于羧甲基壳聚糖具有调控 GDH、GS 和 GOGAT 活性和增加低蛋白作物蛋白含量的能力，表明了它是一个植物代谢的生物调控子 (Osuji and Cuero, 1992)。概而言之，就是低蛋白作物中 GDH 活性受到了抑制，利用 NH_4^+ 效率降低，而高蛋白的作物中，GDH 没有受到抑制。如果解除这种抑制作用，则显著提高了利用 NH_4^+ 效率，低蛋白作物的蛋白含量也显著提高 (Osuji and Cuero, 1991)。

壳聚糖作为重要的信号分子，在植物 - 病原菌相互作用以及植物的发育过程中均起着重要的调节作用 (Hadwiger and Loschke, 1981; Liénart 等, 1991; 张燕等, 1998)。壳聚糖可以促进植物氨同化，提高水稻叶片、玉米幼苗及果穗氮代谢相关酶类的活性 (李科等, 2001; 师素云等, 1998, 1997)。在氨同化过程中，壳聚糖参与了对氨同化关键酶 GDH 和 GS 活性的调节 (Osuji and Cuero, 1992; 陈惠萍和徐朗莱, 2003)。陈惠萍和徐朗莱 (2005) 通过用 Ca^{2+}、EGTA、异博定、$LaCl_3$、氯丙嗪、DTT 和 ATP 预处理促进或阻碍 Ca^{2+} CaM 信使系统传导后，研究壳聚糖对不结球白菜叶片氨同化关键酶 GDH 和 GS 活性调节及对不结球白菜品质和产量的影响作用，初步证实了壳聚糖调控 GDH 和 GS 活性及提高不结球白菜品质和产量的过程可能需要 Ca^{2+} CaM 信使系统的参与。

3 壳聚糖与植物抗病性及其信号转导机制

壳聚糖具有抗真菌活性 (Hasegawa 等, 1993; 沈东风等, 2000)，它作为植物防卫反应的有效激发子能迅速激发植物的防卫反应，启动植物的防御系统 (EI Ghaouth 等, 1994)。壳聚糖可以诱导豌豆茎植保素的产生，抑制真菌的生长并促进保护机制，以防进一步的感染 (Hadwiger and Beckman, 1980)。壳聚糖可以提高植物抗性相关基因的转录水平，诱导活性氧的产生，抑制病原菌的生长，增加植物的抗病能力 (Lee and Kang, 1999; Roller and Covill, 1999; Orozco-Cardenas and Ryan, 1999; Chang 等, 1992)。Nicole 和 Georges (1992) 用壳聚糖处理番茄，当镰刀菌 (*Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici*) 入侵时，番茄细胞壁显著加厚，胞间被填塞，在病菌入侵处形成大量乳头状突起 (papillse)，病原菌被包埋在致密的颗粒状物质中，不能进一步扩散，这样使植物对病原菌产生了有效的抗性。研究还发现壳聚糖可以做为激发子诱导病程相关蛋白基因的表达，诱导黄瓜产生抗菌的水解酶 (几丁质酶、壳聚糖酶和 -1, 3-葡聚糖酶)，使病原真菌细胞壁松弛，细胞解体 (Ahmed 等, 1994)。壳聚糖也许也有助于抵御病菌对植物受伤部位的进攻，尽管对此机制还未弄清，但认为由壳聚糖产生的自由基可能导致细胞死亡和细胞壁增厚 (Ahmed 等, 1994)。从真菌细胞壁和节肢动物外骨骼中分离的几丁质和壳聚糖、壳寡糖均可提高植物对病原菌的抵抗能力 (Fry 等, 1993; 张虎等, 1999)。

壳聚糖作为重要的信号分子，在植物 - 病原菌相互作用中以及植物的发育过程中均起着重要的调节作用。病原物侵染植物过程中将释放壳聚糖，而这些壳聚糖反过来又通过受体传导途径，最终导致植物防御基因的表达而产生抗病性 (廖春燕等, 2001)。前人已从细胞内及细胞外两方面对壳聚糖抗病信号转导机制进行了研究。

壳聚糖与细胞内信号传导：壳聚糖作为信号分子能直接进入植物细胞，抑制病原菌生长或诱导植物的防卫反应。真菌细胞与植物组织接触后可释放出壳聚糖，随着组织化学、免疫化学及同位素技术的应用，发现这些壳聚糖能顺着电化学梯度迅速地进入植物细胞，

积累在细胞壁，细胞质以及细胞核中（Hadwiger 等，1981）。由于壳聚糖对 DNA 具有高度亲和力，其在细胞核中的特异性积累说明壳聚糖可能对植物防卫反应具有直接调节效应（Hadwiger and Loschke，1981）。壳聚糖进入植物细胞，与植物 DNA 结合，随后壳聚糖激活植物抗性基因的表达，调节有关 mRNA 和蛋白质合成，从而提高植物的抗病力（Hadwiger and Loschke，1981）。

壳聚糖与细胞外信号转导：Liénart 等（1991）首次从悬钩子培养细胞中，通过壳聚糖亲和层析分离得到特异性壳聚糖凝集素，它是一个 67 kDa 的膜结合蛋白，该蛋白能与壳聚糖特异结合，它可能是壳聚糖抗病信号分子的受体，壳聚糖与膜上受体结合，诱导生物活性，最后触发植物防卫反应。但其触发的细胞内信号途径，目前还不清楚。

此外，对壳聚糖诱导参与甘露糖 受体介导的噬菌作用的激活机制也有了一些研究。壳聚糖在结合到受体后，壳聚糖颗粒就进入体内。在壳聚糖与受体结合过程中，多个碳水化合物识别域必须互作，这个受体才能高亲和地结合到具多化合价的同一配体的糖基上（Shibata 等，1997）。不同聚合度构成的聚合物在识别受体方面的能力是不一样的，由此引起的代谢途径也就不相同（Nigou 等，2001）。

4　植物壳聚糖结合蛋白的研究

Liénart 等（1991）通过壳聚糖亲和层析从悬钩子培养细胞中分离得到特异性壳聚糖凝集素，它是一个 67 kDa 的膜结合蛋白，这是至今为止已报道的唯一从植物中提取的壳聚糖结合蛋白。它有两个结合位点，一个能与壳聚糖四聚体高效结合，另一个与壳聚糖六聚体特异结合，而麦芽糖、纤维四糖、几丁质对结合位点没有竞争力。由于该凝集素能与壳聚糖特异结合，它可能是壳聚糖抗病信号分子的受体。

我们的研究表明壳聚糖对不结球白菜叶片氨同化关键酶具有调节作用（陈惠萍和徐朗莱，2003），并可能是通过钙信号转导途径实现的（陈惠萍和徐朗莱，2005）。那么要激活信号转导途径，首先壳聚糖得先被识别。因此，要探讨壳聚糖在调节不结球白菜叶片氨同化关键酶活性中的作用机理，应首先分离、纯化壳聚糖结合蛋白并对其理化特性进行研究，进而为今后确定其为真正的受体奠定基础。所以，我们采用壳聚糖亲和层析法，从不结球白菜叶片中分离出了壳聚糖结合蛋白。此结合蛋白是一个同源二聚体的糖蛋白（也是凝集素），全分子量为 106.5 kDa，亚基分子量为 53.1 kDa，等电点为 8.25，据推测为新的壳聚糖结合蛋白（Chen and Xu，2005）。此蛋白是否与壳聚糖调节不结球白菜叶片氨同化酶的作用有关还有待进一步研究。

5　讨论及展望

壳聚糖及其衍生物具有资源丰富、价格便宜、安全无毒及生物相容性等优点，应用领域十分广阔，具有极大的发展潜力。

我们虽然在壳聚糖调控不结球白菜叶片氨同化关键酶作用机理方面的研究取得了一些结果，但还有许多问题有待解决如：“壳聚糖是如何影响 Ca^{2+} 进入细胞的？细胞内 Ca^{2+} 浓度变化如何引发随后的生理反应？钙信使系统怎样与其它信号系统协同作用，共同影响壳聚糖的调节作用？”等一系列问题以及壳聚糖结合蛋白的其它特性及表达调控，壳聚糖结

合蛋白行使受体功能的确定，壳聚糖基因表达的分子机制等都有待于进一步的研究。这对于揭示壳聚糖在调节植物氨同化关键酶中的作用具有重要的价值。

壳聚糖及其衍生物的天然高分子的多功能性、生物相容性、生物降解性是其它合成高分子无法比拟的，而且在自然界中的生成量达上百亿吨，具有极大的开发潜力和应用前景。国外已有将壳聚糖应用于农业的报道及专利；在我国，对壳聚糖的研究开发刚刚起步，其应用将有广阔的前景。但目前尚未引起足够的重视，相信随着对壳聚糖及其衍生物的研究的不断深入，积极开发它们在生物各个领域的应用，相信在不久的将来，它们作为绿色高新技术材料，将会给人类带来巨大的益处。

〔参考文献〕

杜昱光，白雪芳，虞星炬等，1997．寡聚糖类物质生理活性的研究［J］．中国生化药物杂志，18（5）：268—270

张虎，赵玉清，范圣第等，1999．壳聚糖酶的研究进展［J］．化学通报，5：32—35

赵蕾，汪天虹，1999．几丁质、壳聚糖在植物保护中的研究与应用进展［J］．植物保护，25（1）：43—44

袁向华，蔡妙，郭祀远等，2001．壳低聚糖的制备与应用［J］．生命的化学，21（2）：165—167

柴海平，张文清，金鑫荣，1999．甲壳质 壳聚糖开发和研究的新动向［J］．化学通报，7：8—11

Ahmed EL，Ghaouth AE，Joseph A，1994．Effects of chitosan on cucumber plants：suppression of pythium aphanidermatum and induction of defense reactions［J］．*Phytopathol*，84：313—320

Chang MM，Hadwiger LA，Horovitz，1992．Molecular characterization of a pea beta-1，3-glucanase induced by Fusarium solani and chitosan challenge［J］．*Plant Mol Biol*，20：609—618

Chen HP（陈惠萍），Xu LL（徐朗莱），2003．Regulation of chitosan on the key enzymes of nitrogen metabolism in non-heading Chinses cabbage leaves［J］．*Chin J Trop Crops*（热带作物学报），24（4）：62—66

Chen HP（陈惠萍），Xu LL（徐朗莱），2005．Effects of Ca^{2+} CaM on the key enzyme activity of ammonia assimilation regulated by chtiosan in detached leaves of non-heading Chinese cabbage［J］．*J Nanjing Agric Univ*（南京农业大学学报），28（1）：34—38

Chen HP，Xu LL，2005．Isolation and characterization of novel chitosan-binding protein from non-heading Chinese cabbage leaves［J］．*Journal of Integrative Plant Biology*，47（4）：452—456

Chibu H，Shibayama H，1999．Effects of chitosan application on shoot growth of several crop seedlings［J］．*Marine and Highland Bioscience Center Report*，9：15—20

EI Ghaouth A，Arul J，Benhamou N，*et al*，1994．Effect of chitosan on cucumber plants：supprssion of Phthium aphanidermatum and induction of defense reactions［J］．*Phytopathol*，84：313—320

Fry SC，Aldington S，Hetherington PR，*et al*，1993．Oligosaccharides as signals and substrates in the plant cell wall［J］．*Plant Physiol*，103：1—5

Gotthardt U，Grambow HJ，1992．Near-isogenic wheat suspension cultures：establishment，elicitor induced peroxidase activity and potential use in the study of host pathogen-interactions［J］．*Plant Physiol*，139：659—665

Hasegawa M，Isogai A，Onabe F，1993．Preparation of low-molecular weight chitosan using photoric［J］．*Carbohydrate Polymers*，20：283—297

Hadwiger LA，Beckman JM，1980．Chitosan as a component of pea-Fusarium solani interactions［J］．*Plant Physiol*，66：205—211

Hadwiger LA，Beckman JM，Adams MJ，1981．Localization of fungal components in the pea-fusarium interaction detected immunochemically with antichitosan cell wall antisera［J］．*Plant Physiol*，67：170—175

Hadwiger LA，Loschke DC，1981．Molecular communication in host-parasite interactions：hexosamine polymers（chitosan）as regulator compounds in race-specific and other interactions［J］．*Phytopathol*，71：756—762

Huang LP（黄丽萍），Liu ZM（刘宋明），Yao B（姚波），1999．The application of chitin and chitosan on agriculture［J］．*Nat Pro Res Devel*（天然产物研究与开发），11（5）：60—64

Jiang H (**姜华**), Ning SX (**宁淑香**), Yang WX (**杨文新**), *et al*, 2002. The relationship between the defensive effect of chitosan on MDMV and the activity of defensive enzyme in maize leaves [J]. *J Liaoning Nor Univ* (Natural Science Edition) (**辽宁师范大学学报**) (**自然科学版**), 25 (1): 72—75

Lee YS, Kang CS, 1999. Effects of chitosan on production and rot control of soybean sprouts [J]. *Korean Journal of Crop Science*, 44: 368—372

Liao CY (**廖春燕**), Ma GR (**马国瑞**), Zhang HL (**郑海龙**), *et al*, 2001. Progress in the study of the mechanism of chitosan in eliciting plants' defense responses [J]. *Donghai Mar Sci* (**东海海洋**), 19 (2): 23—31

Liénart Y, Gautier C, Domard A, 1991. Isolation from Rubus cell-suspension cultures of a lectin specific for glucosamine oligomers [J]. *Planta*, 184: 8—13

Li K (**李科**), Lu XY (**卢向阳**), Peng LS (**彭丽莎**), *et al*, 2001. Effects of carboxymthyl chitosan on key enzymes activities of nitrogen metabolism and grain protein in contents in rice [J]. *J Hunan Agric Univ* (Natural Sciences) (**湖南农业大学学报**) (**自然科学版**), 27 (6): 421—424

Loulakakis KA, Roubelakis-Angelakis KA, 1991. Plant NAD (H)-glutamate dehydrogenase consists of two subunit polypeptides and their participation in seven isoenzymes occurs in an ordered ratio [J]. *Plant Physiol*, 97: 104—111

Napier RM, Venis MA, 1990. Receptors for plant growth regulators: Recent Advances [J]. *J Plant Growth Regul*, 9: 113—126

Nicole B, Georges T, 1992. Treatment with chitosan enhances resistance of tomato plant to the crown and root rot pathogen *Fusarium oxysporum* f. sp. *radicis-lycopersici* [J]. *Physiol Mol Plant Pathol*, 41: 32—52

Nigou J, Zelle-Rieser C, Gilleron M, *et al*, 2001. Mannosylated lipoarabinomannans inhibit IL-12 production by human dendritic cells: evidence for a negative signal delivered through the mannose receptor [J]. *J Immunol*, 166: 7477—8485

Orozco-Cardenas M, Ryan CA, 1999. Hydrogen peroxide is generated systemically in plant leaves by wounding and systemin via the octadecanoid patyway [J]. *Proc Natl Acad Sci USA*, 96: 6533—6557

Osuji GO, Cuero RG, Duffus E, 1991. N-carboxymethylchitosan: uptake and effect on chlorophyll production, water potential and biomass in tomoto plant [J]. *Food Biotechnol*, 5 (2): 95—103

Osuji GO, Cuero RG, 1991. Effects of α-ketoglutarate on the activities of the glutamate synthase, glutamate dehydrogenase, and aspartate transaminase of sweet potato, yam tuber, and cream pea [J]. *J Agric Food Chem*, 39: 1590—1596

Osuji GO, Cuero RG, 1992. Regulation of ammonium ion salvage and enhancement of the storage protein contents of corn, sweet potato, and yam tuber by N-(carboxymethyl) chitosan application [J]. *J Agric Food Chem*, 40 (5): 724—734

Reddy MV, 1999. Chitosan treatment of wheat seads induces resistance to *Fusarium graminearum* and improve seeds quality [J]. *J Agric Food Chem*, 47 (3): 1208—1216

Roller S, Covill N, 1999. The antifungal properties of chitosan in laboratory media and apple juice [J]. *Int J Food Microbiol*, 47: 67—77

Shen DF (**沈东风**), Kong XD (**孔详东**), Jia ZJ (**贾之慎**), 2000. Research development of chitosan and tis derivatives on antibacterial activity [J]. *Mar Sci* (**海洋科学**), 24 (7): 28—30

Shibata Y, Metzger WJ, Myrvik QN, 1997. Chitin particle-induced cell-mediated immunity is inhibited by soluble mannan: mannose receptor-mediated phagocytosis initiates IL-12 production [J]. *J Immunol*, 159: 2462—2467

Shi XY (**师素云**), Xue QH (**薛启汉**), Liu AM (**刘蔼民**), *et al*, 1998. The regulation function of chitosan on core growth [J]. *Nat Pro Res Devel* (**天然产物研究与开发**), 11 (2): 32—35

Shi SY (**师素云**), Xue QH (**薛启汉**), Wang XC (**王学臣**), *et al*, 1997. Effect of N-carboxymethyl chitosan (NCMC) on the activities of enzymes relevant to nitrogen metabolism in maize seedlings [J]. *Jiangsu Agric Sci* (**江苏农业学报**), 13 (2): 70—72

Zhang Y (**张燕**), Fang L (**方力**), Wang B (**王宝**), 1998. Effect of chitosan on physiological-biochemicalcharacters of tobacco germinating seeds and seedling [J]. *J Jilin Agric Univ* (**吉林农业大学学报**), 20 (3): 28—30

Zhang HH (**张红辉**), Shi WY (**石伟勇**), Ma GR (**马国瑞**), 2001. Effect of chitosan on the sprout and growth of the seed [J]. *Donghai Mar Sci* (**东海海洋**), 19 (2): 54—59